第 44 卷 第 1 期
2001 年 2 月

昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

Vol.44，No.1
Feb.，2001

五种迁飞蛾类及非迁飞近似种前翅形状的数值分析

姚 青[1]，张志涛[1]，赖凤香[1]，傅 强[1]，李宝娟[2]，文丽萍[3]
（1. 中国水稻研究所，杭州 310006；2. 浙江大学，杭州 310029；3. 中国农业科学院植物保护研究所，北京 100094）

摘要：以翅面正投影周缘曲率为指标，对五种蛾类迁飞昆虫及与其近似的非迁飞昆虫的前翅翅形进行数值分析。结果表明，二者之间存在可以相互区别的差异：迁飞种类前翅前缘较平直，特别是前缘 1/2 处到翅尖的平均曲率绝对值显著小于非迁飞种类；而后缘 1/2 处到翅尖的平均曲率绝对值偏大，即这段后缘较弯曲，向外凸出，使翅外侧较宽阔。这种翅形特征较适合于利用气流进行远距离迁飞。

关键词：迁飞蛾类；近似种；翅形；曲率；数值分析
中图分类号：Q969.42 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2001）01-0072-07

张志涛等以翅面正投影的面积函数 R_1、R_2、R_3 作为特征参数，对鳞翅目 20 科 71 种蛾类昆虫进行聚类分析。结果将粘虫 *Mythimna separata*、小地老虎 *Agrotis ypsilon*、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 等迁飞昆虫聚于一类，从而证明了蛾类迁飞昆虫的翅具有区别于非迁飞昆虫的共同的形状特征，并根据特征参数 R_1、R_2、R_3 的内涵，指出其共同特征为：前翅较窄长，翅前缘较平直，翅外侧较宽阔。这种翅形特征较适合于利用气流作远距离飞行[1]。然而，正如人们所知，翅面形状虽不是常用的形态分类特征，但同一属的近缘种或虽不同属但彼此相似的虫种之间，翅形或多或少地存在着一定的相似性。那么，在这些近似种中迁飞昆虫与非迁飞昆虫的翅是否存在着可以相互区别的形状差异，而这种差异又是否与上述研究结果一致？这是值得深入探讨的问题，对于进一步阐明和确认蛾类迁飞昆虫的翅形特征具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 材料

根据昆虫迁飞研究积累的文献资料，作者选择了 5 组 11 种可供对比的蛾类昆虫。

第 1 组：粘虫 *M. separata*、劳氏粘虫 *M. lorgi*、白脉粘虫 *M. venalba*，同属于 *Mythimna* 属，为近缘种。其中，粘虫是已证实的迁飞昆虫[2~4]，表现为典型的随气流远距离季节性迁飞；而劳氏粘虫、白脉粘虫分布局限于热带和亚热带稻区，未见有其随气流远距

基金项目：国家自然科学基金资助项目（39670494）；农业部水稻生物学重点实验室开放课题
收稿日期：1999-01-15；接受日期：1999-12-28

离北迁的报道。

第2组：棉铃虫 *H. armigera* 和烟青虫 *H. assulta*，同属于 *Helicoverpa* 属，为近缘种，形态极为相似。近几年，棉铃虫已被证实是兼性迁飞昆虫[5,6]；而烟青虫对生态环境的要求与棉铃虫不同，分布远不及棉铃虫广泛，迄今尚无关于其迁飞的报道。

第3组：稻纵卷叶螟 *C. medinalis*、稻显纹纵卷叶螟 *Marasmia exigua*，分属于不同的两个属，但在田间是易混淆的近似种。其中，稻纵卷叶螟是已证实的迁飞昆虫，与粘虫一样，每年春、夏季随西南季风逐代北迁，向北可迁至渤海稻区及松辽平原南部[7,8]；而稻显纹纵卷叶螟尚无关于其迁飞的报道，仅发生在热带和亚热带稻区。

第4组：草地螟 *Loxostege sticticalis*、玉米螟 *Ostrinia furnacalis*，其中，草地螟的迁飞行为已有研究报道[9,10]；而玉米螟则被认定是扩散而非迁飞昆虫[11,12]。在张志涛等的聚类分析中[1]，草地螟与玉米螟总是紧靠在一起，因两者翅形近似而未能分开。

第5组：小地老虎 *A. ypsilon* 与大地老虎 *A. tokionis*，同属于 *Agrotis* 属，为近缘种。其中，小地老虎是已证实的迁飞昆虫[13,14]，而大地老虎迄今尚无关于其迁飞的报道。

标本由浙江大学植物保护系、中国农业大学植物保护系、中国农业科学院植物保护研究所和国际水稻研究所昆虫植病系等单位鉴定并提供。由于蛾类昆虫的翅振模式属于前动类[15]，飞行时以前翅带动后翅，前翅起主要作用，我们参照张志涛等的研究结果，本文选择前翅为研究材料。

1.2　方法

在张志涛等[1]的聚类分析中，面积函数 R_1、R_2、R_3 分别反映了翅在各象限的面积关系。计算表明，即使将四个象限分割为更多的小区，用各小区翅面积的函数来描述翅面形状特征，其结果仍达不到区分近似种中迁飞与非迁飞昆虫的要求。为了更加精确地反映迁飞昆虫的翅形特征以达到区分近似种的目的，作者引用了微分几何中曲率的概念及其计算方法，以翅面正投影周缘曲率为特征参数进行数值分析。

1.2.1　作正投影图：将昆虫标本回软，取下完整的前翅，用放大机在坐标纸上作正投影，用直线连接前翅翅基径脉端点（O）和翅尖（Q），并过O点作OQ的垂线构成直角坐标系。由于昆虫大小不一，在作正投影图时，对翅进行放大，并使所有投影的OQ线段等长（图1）。然后，将线段OQ二十等分，过各等分点作垂线，与翅的前、后缘相交，分别得到前、后缘的21个分点的坐标（x_i，y_i），$i=1, 2, 3, \ldots, 21$。经检验，在同一虫种中，雌、雄个体之间的翅边缘对应点的坐标差异并不显著，实验采用两性个体混合供试。

1.2.2　非线性估计：根据直角坐标系中已确定的坐标点（x_i，y_i），$i=1, 2, 3, \ldots, n$（$n=21$），建立模型 $y=a_0+a_1x+a_2x^2+a_3x^3+a_4x^4+a_5x^5$，采用Quasi-Newton法，进行多项式拟合，收敛标准=0.0001，拟合度≥98%。由此得到供试昆虫前翅前、后缘曲线的多项式函数 $y=f(x)$。

1.2.3　曲率定义：设平面 C^2 类曲线（C）的方程为 $r=r(s)$，曲线（C）上一点P，其自然参数为 s，另一邻近点 P_1，其自然参数为 $s+\triangle s$。在P，P_1 两点各作曲线（C）的单位切向量 $\alpha(s)$ 和 $\alpha(s+\triangle s)$，两个切向量的夹角为 $\triangle\varphi$ [点 P_1 的切向量 $\alpha(s+\triangle s)$ 平移到点P后，两个向量 $\alpha(s)$ 和 $\alpha(s+\triangle s)$ 的夹角]（图2）。

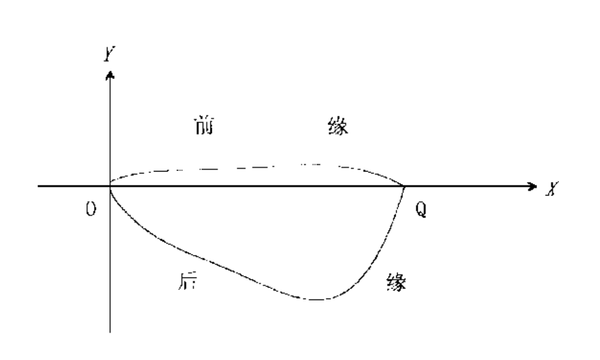


图1 前翅正投影图

Fig. 1 The geometrical projection of the forewing

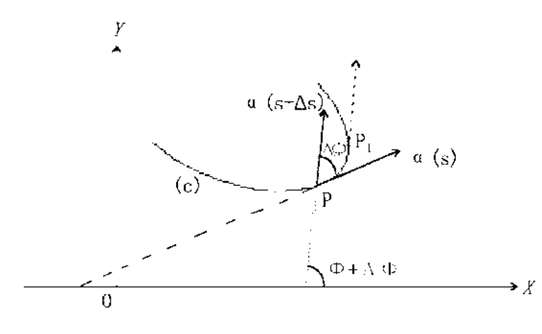


图2 曲率定义

Fig. 2 The definition of curvature

定义1：平面曲线（C）在P点的曲率为 $k(s)=\lim\limits_{\triangle s\to 0}\triangle\varphi/\triangle s$。

定义2：$\triangle\varphi/\triangle s$ 为弧 PP_1 关于弧长 s 的平均曲率。

1.2.4 曲率计算：如果给出曲线方程 $y=f(x)$，则平面曲线的曲率公式为：

$$K=\frac{d^2y/dx^2}{[1+(dy/dx)^2]^{3/2}}$$

根据拟合的多项式和上面给出的平面曲线的曲率公式，可以计算翅边缘各点的曲率和某一段曲线（弧）的平均曲率。

1.2.5 曲率的几何意义：曲率是曲线的切向量对于弧长的旋转速度。曲线在一点的弯曲程度越大，切向量对于弧长的旋转速度就越大，因此，曲率刻划了曲线的弯曲程度[16]。

需要说明的是，在微分几何中，对一条曲线进行相似性放大时，各定点的曲率以相应的比例缩小，在实际运用到昆虫翅形分析时，必须使所研究的昆虫的翅放大到同等尺度，才能使大小不等的翅具有可比性。

2 结果与分析

2.1 聚类分析

以前翅前缘的21个分点的曲率值作特征参数，采用欧氏距离为统计量，用离差平方和法（Ward's method）对5组11种供试昆虫进行系统聚类，结果见图3。从聚类图中可以看出，若取阈值T=0.4时，迁飞昆虫粘虫、稻纵卷叶螟、棉铃虫和小地老虎虽属于不同的科、属，但被归于一类；粘虫与劳氏粘虫、白脉粘虫虽同属于一个属，为近缘种，却并不在一类；迁飞昆虫棉铃虫与同一属的非迁飞昆虫烟青虫，为近缘种，也未被归于一类；迁飞昆虫小地老虎与同一属的非迁飞昆虫大地老虎也未被归于一类；稻纵卷叶螟和稻显纹纵卷叶螟虽然是田间极易混淆的近似种，却被区分为不同的两类；草地螟与粘虫、稻纵卷叶螟、棉铃虫及小地老虎距离较远，另成一类，但这里已与玉米螟分开。由此可见，迁飞昆虫具有共同的翅形特征，并与其近似的非迁飞昆虫在翅形上存在着可以互相区分的差异。

另外，以前缘和后缘共42个分点的曲率为参数聚类时，发现并不能将所有的迁飞昆虫很

好地聚于一类。由于鳞翅目昆虫的翅振模式属于前动类 A 型[15]，在飞行时，前翅后缘特别是靠近翅基的部分与后翅叠靠在一起，其形状似与迁飞与否关系不大。由此可见，前缘曲率对于二者的区分似更为重要。

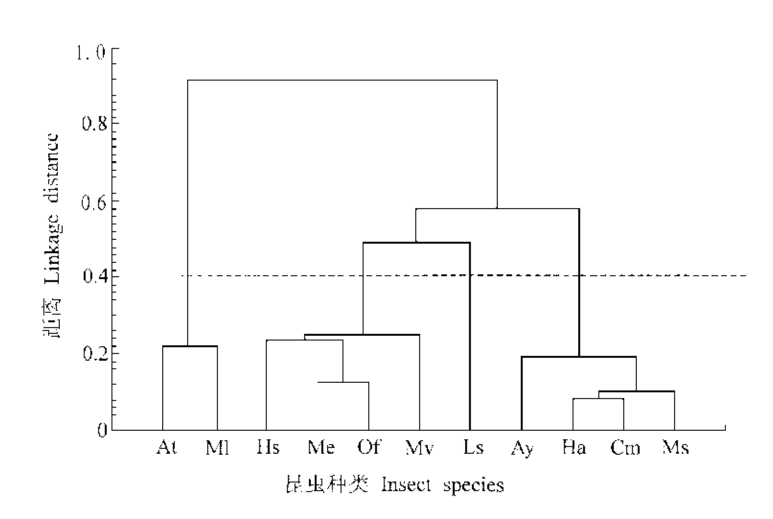


图 3　迁飞昆虫及其近似种的聚类分析

Fig. 3　Cluster analysis of migratory moths and their similar species

At：大地老虎 *A. tokionis*；Ml：劳氏粘虫 *M. lorgi*；Hs：烟青虫 *H. assulta*；Me：稻显纹纵卷叶螟 *M. exigua*；Of：玉米螟 *O. furnacalis*；Mv：白脉粘虫 *M. venalba*；Ls：草地螟 *L. sticticalis*；Ay：小地老虎 *A. ypsilon*；Ha：棉铃虫 *H. armigera*；Cm：稻纵卷叶螟 *C. medinalis*；Ms：粘虫 *M. separata*

2.2　判别分析

用同样方法将线段 OQ 八等分，取前翅前缘 9 个分点的曲率值 k_i（$i = 0, 1, \ldots, 8$）作特征参数，对包括上述前四组的供试昆虫（第 5 组留作对判别函数的检验材料）在内的 19 种夜蛾和 21 种螟蛾，共 2 科 40 种昆虫分为迁飞和非迁飞两大类，运用逐步向前判别（forward stepwise）法对 9 个曲率参数进行筛选，得到判别函数：

$$f(k) = 62.654k_1 + 213.037k_4 + 39.621k_6 + 69.797k_7 + 74.124k_8 + 54.857$$

用 χ^2 统计量检验判别效果，得知由 k_1、k_4、k_6、k_7、k_8 所构成的判别函数显著。该 5 个分点处的曲率对于区分蛾类迁飞昆虫与非迁飞昆虫更为重要。将待判昆虫的曲率值代入判别函数，若 $f(k) > 0$，为迁飞；$f(k) < 0$，为非迁飞；$f(k) = 0$，待判。根据表 1 中 5 组供试昆虫前翅前缘的曲率值，判别结果如下：

粘虫：$f(k) = 3.404$，迁飞；棉铃虫：$f(k) = 2.372$，迁飞；稻纵卷叶螟：$f(k) = 1.108$，迁飞；劳氏粘虫：$f(k) = -1.034$，非迁飞；稻显纹纵卷叶螟：$f(k) = -1.914$，非迁飞；烟青虫：$f(k) = -5.748$，非迁飞；玉米螟：$f(k) = -9.197$，非迁飞；草地螟：$f(k) = -12.094$，非迁飞（?）；白脉粘虫：$f(k) = -15.526$，非迁飞。

其中，若认定草地螟为迁飞昆虫，则属误判；对 9 种供试昆虫的回报准确率为 88.9%。

以第 5 组供试昆虫对判别函数作进一步的检验。将小地老虎和大地老虎前翅前缘曲率值代入判别函数，结果：小地老虎 $f(k) = 4.715$，应归于迁飞一类；大地老虎 $f(k) = -4.409$，应归于非迁飞一类。事实支持上述判别[13,14]。

表 1 五种迁飞昆虫及其近似种前翅前缘 9 个分点的曲率

Table 1 Curvatures of nine points of forewing costal margin in five species of migratory moths and their similar species

组别 Group	昆虫 Insect	曲率 Curvature 0 k_0	1 k_1	2 k_2	3 k_3	4 k_4	5 k_5	6 k_6	7 k_7	8 k_8	样本数 n
第 1 组	粘虫	−0.260	−0.157	−0.053	−0.023	−0.034	−0.002	−0.121	−0.275	−0.336	7
	劳氏粘虫	−0.161	−0.149	−0.063	−0.018	−0.037	−0.020	−0.131	−0.319	−0.363	6
	白脉粘虫	−0.290	−0.251	−0.100	−0.026	−0.037	−0.017	−0.169	−0.466	−0.315	6
第 2 组	棉铃虫	−0.227	−0.132	−0.045	−0.018	0.039	−0.001	−0.136	−0.322	−0.333	6
	烟青虫	−0.346	−0.205	−0.032	−0.063	−0.071	−0.016	−0.205	−0.445	−0.319	6
第 3 组	稻纵卷叶螟	−0.244	−0.153	−0.041	0.014	0.040	−0.031	−0.118	−0.305	−0.360	6
	稻显纹纵卷叶螟	−0.230	−0.096	−0.005	0.047	0.027	−0.058	−0.218	−0.380	−0.228	3
第 4 组	草地螟	−0.380	−0.260	−0.096	0.013	0.014	−0.042	−0.205	−0.392	−0.245	6
	玉米螟	−0.307	−0.262	−0.071	0.012	0.037	−0.053	−0.216	−0.367	−0.288	6
第 5 组	小地老虎	−0.293	−0.153	−0.069	0.019	0.043	−0.003	−0.126	−0.338	−0.286	7
	大地老虎	−0.220	−0.118	−0.086	0.009	0.080	−0.059	−0.121	−0.513	−0.382	6

正投影图中翅基径脉端点与翅尖连线 OQ 长为 8 cm；表中曲率值为正值表示曲线逆时针转，负值表示曲线顺时针转

In geometrical projections，OQ = 8 cm；if $k_i > 0$（$i = 0, 1, 2, \ldots, 8$），the rotated direction of the curve is anti-clockwise and *vice versa*

2.3 平均曲率分析

为进一步研究蛾类迁飞昆虫的翅形特征，对迁飞昆虫的前翅前缘 1/2 处到翅尖的平均曲率绝对值 K_m 和前翅后缘 1/2 处到翅尖的平均曲率绝对值 K_n 进行对比分析（表 2）。从表 2 的数据可以看出，5 组供试昆虫中，迁飞昆虫的前翅前缘 1/2 处到翅尖的平均曲率绝对值 K_m 在各组中均为最小，迁飞种类与非迁飞种类的差异显著，表明迁飞昆虫的这一段前缘比较平

表 2 五种迁飞昆虫及其近似种前翅前、后缘 1/2 处到翅尖的平均曲率绝对值

Table 2 The absolute values of mean curvatures from the middle of the forewing costal margin to wing-tip（K_m）and from that of the hinder margin to wing-tip（K_n）in five migratory insects and their similar species

组别 Group	近似种 Similar species	K_m ± SD	K_n ± SD
第 1 组	粘虫*	0.159 ± 0.007 a	0.288 ± 0.004 c
	劳氏粘虫	0.183 ± 0.007 b	0.269 ± 0.012 d
	白脉粘虫	0.184 ± 0.009 b	0.267 ± 0.007 d
第 2 组	棉铃虫*	0.160 ± 0.002 a	0.300 ± 0.006 ab
	烟青虫	0.190 ± 0.003 b	0.292 ± 0.001 bc
第 3 组	稻纵卷叶螟*	0.160 ± 0.003 a	0.306 ± 0.001 a
	稻显纹纵卷叶螟	0.198 ± 0.006 b	0.291 ± 0.007 bc
第 4 组	草地螟*	0.149 ± 0.017 a	0.299 ± 0.005 abc
	玉米螟	0.196 ± 0.006 b	0.292 ± 0.003 bc
第 5 组	小地老虎*	0.151 ± 0.019 a	0.279 ± 0.010 d
	大地老虎	0.186 ± 0.011 b	0.276 ± 0.005 d

* 表示迁飞昆虫；同一列平均数后字母无相同者，表示Duncan's 新复极差测验结果在 5% 水平上差异显著 Showing migratory insects；the different letters in the same column indicate significant difference at 5% level with Duncan's test

直；而对于前翅后缘 1/2 处到翅尖的平均曲率绝对值 K_n，在 7 种夜蛾中，迁飞的粘虫 K_n 显著大于非迁飞的劳氏粘虫和白脉粘虫，但迁飞的棉铃虫 K_n 和非迁飞的烟青虫差异不显著，迁飞的小地老虎 K_n 和非迁飞的大地老虎差异也不显著；在 4 种螟蛾中，迁飞的稻纵卷叶螟 K_n 同样显著大于非迁飞的稻显纹纵卷叶螟，但草地螟与玉米螟差异不显著。然而，从平均值可以看出，棉铃虫的 K_n 仍稍大于烟青虫，草地螟的 K_n 稍大于玉米螟，小地老虎 K_n 稍大于大地老虎；表明迁飞昆虫前翅的这一段后缘较弯曲，向外凸出，使翅外侧较宽阔。

3　讨论

（1）昆虫翅的特征（如翅脉、鳞片、翅斑、翅形等）是昆虫分类的重要依据。刘景东曾利用翅脉图像计测来鉴定卷蛾种类[17,18]，取得了很好的效果。本文是在张志涛等工作的基础上，利用曲率分析的方法，解决了利用翅形特征区分蛾类在迁飞昆虫及与其近似的非迁飞昆虫的问题。研究材料几乎包括了国内所能例举的蛾类近似种迁飞与非迁飞的全部例子，结果证明蛾类迁飞昆虫确实具有区别于非迁飞昆虫（包括近似种）的翅形特征。

（2）迁飞是昆虫对环境的一种适应性，长期的自然选择使迁飞昆虫的翅具有适合利用气流进行远距离迁飞的形状特征。本文研究结果与张志涛等的分析一致。迁飞昆虫前翅前缘较平直，前缘脉（C）、亚前缘脉（Sc）和胫脉（R）三条纵脉主干平行并互相靠近，形成粗壮的纵向承力干，使其具有良好的支撑作用，特别是前翅前缘 1/2 处到翅尖的这一段前缘较平直，可使翅在拍动时减少空气阻力[19]；而前翅后缘 1/2 处到翅尖的外缘较弯曲，翅外侧较宽阔，在飞行时可以获得较大的升力。因而，有可能利用气流，以相对较小的能量消耗实现较远距离的迁飞。

（3）本文研究方法有可能提供一种识别迁飞昆虫与非迁飞昆虫的量化指标。然而，昆虫迁飞是一种复杂的现象。昆虫的迁飞生物学特性与迁飞时的特定环境，是形成迁飞行为不可缺少的两个方面；而昆虫的迁飞生物学特性又包括飞翔习性、飞翔能力及相应的形态构造和生理过程等多个方面[20]。因此，与迁飞相适应的翅形特征虽是昆虫迁飞生物学特性的重要内容，但并非是判断昆虫迁飞与否的唯一标准。

（4）虽然多篇文献报道了草地螟具有迁飞行为的若干证据，但本文及张志涛等研究的结果均表明，草地螟与粘虫、稻纵卷叶螟等典型的迁飞昆虫未能聚于一类，被判为“非迁飞昆虫”。据此，作者对草地螟的迁飞提出质疑：草地螟的迁飞可能既不同于玉米螟的扩散，也不像粘虫、稻纵卷叶螟那样典型，而是介于玉米螟和粘虫、稻纵卷叶螟之间的中间型。草地螟的迁飞模式及其翅形特征值得进一步探讨。

致谢　本工作承刘志琦女士、A. T. Barrion 先生指导与帮助，谨致谢忱。

参　考　文　献（References）

[1]　张志涛，陈 伟，傅 强. 若干蛾类翅面正投影形状聚类分析. 昆虫学报，1996，39（2）：173～179

[2]　林昌善，孙金如，陈瑞鹿. 粘虫发生规律的研究 I. 东北春季粘虫发生与风的关系. 昆虫学报，1963，12（3）：243～261

[3] 林昌善，张宗炳. 粘虫发生规律的研究Ⅴ. 粘虫季节性远距离迁飞的一个模式. 植物保护学报，1964，3（2）：93～100
[4] 李光博，王恒祥，胡文锈. 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收实验. 植物保护学报，1964，3（2）：101～109
[5] 郭予元. 棉铃虫迁飞规律及其与寄主植物的互作关系研究进展概况. 昆虫学报，1997，40（增刊）：1～6
[6] 吴孔明，郭予元. 我国棉铃虫迁飞规律研究进展. 植物保护研究进展，北京科技出版社，1995. 408～414
[7] 全国稻纵卷叶螟研究协作组. 我国稻纵卷叶螟迁飞规律研究进展. 中国农业科学，1981，（5）：1～8
[8] 张孝羲，陆自强，耿济国等. 稻纵卷叶螟迁飞途径的研究. 昆虫学报，1980，23（2）：130～139
[9] 陆瑞鹿，暴祥致，王素云等. 草地螟迁飞活动的雷达观察. 植物保护学报，1990，19（2）：171～174
[10] Smirnova M P. Meadow moth in the focus of attention. Zashchita Rastenii Moskva，1989，（9）：58～60
[11] 王振营，周大荣，宋彦英等. 亚洲玉米螟一、二代成虫扩散规律研究. 植物保护学报，1995，22（1）：7～11
[12] 翟保平，陈瑞鹿. 亚洲玉米螟飞行能力的初步研究. 吉林农业科学，1989，（1）：40～46
[13] 贾佩华. 小地老虎远距离迁飞标记回收结果简报. 植物保护，1985，（2）：20
[14] 全国小地老虎科研协作组. 小地老虎越冬与迁飞规律的研究. 植物保护学报，1990，17（4）：337～342
[15] 陈 伟，张志涛，傅 强. 若干吊飞昆虫的翅振模式及翅振频率. 昆虫学报，1996，39（3）：246～252
[16] 梅向明，黄敬之. 微分几何，第2版. 北京：高等教育出版社，1994. 46～69
[17] Liu J D. The expert system for identification of Tortricinae（Lepidoptera）using image analysis of venation. Entomologia Sinica，1996，3（1）：1～8
[18] Liu J D. How to construct the expert system for species identification using venation of Tortricinae（Lepidoptera）. Entomologia Sinica，1996，3（2）：133～137
[19] Wootton R J. Function morphology of insect wing. Ann. Rev. Entomol.，1992，（32）：113～140
[20] 张志涛. 昆虫迁飞与昆虫迁飞场. 植物保护，1992，18（1）：48～50

Numerical analysis on wing-form of five migratory moths and non-migratory similar species

YAO Qing[1]，ZHANG Zhi-tao[1]，LAI Feng-xiang[1]，FU Qiang[1]，LI Bao-juan[2]，WEN Li-ping[3]
（1. China National Rice Research Institute，Hangzhou 310006，China；2. Zhejiang University，Hangzhou 310029，China；3. Institute of Plant Protection，Chinese Academy of Agricultural Sciences，Beijing 100094，China）

Abstract: The forewing forms of five species of migratory moths，*Mythimna separata*，*Helicoverpa armigera*，*Cnaphalocrocis medinalis*，*Loxostege sticticalis* and *Agrotis ypsilon*，and some species similar to them were analyzed numerically with their geometrical projections. Cluster analysis on their curvatures showed that these migratory moths could be clustered to the same group and distinguished from their similar species，respectively. Discriminant analysis further demonstrated divergence of wing forms between migratory moths and non-migratory species. The forewing costal margin of migratory moths，especially the part from the middle of it to the wing-tip，is straighter than that of non-migratory species，and its outer area seems to be relatively wide. Such wing characteristics are more suitable for them to make a long-distance migration by airflow.

Key words: migratory moths；similar species；wing-form；curvature；numerical analysis